Nicht-reproduktives Verhalten von *Tupaia glis* Diard, 1820 im raum-zeitlichen Bezug [1] [2]

Eine quantitative Analyse

Von H. Sprankel und K. Richarz

Zentrum für Neurologie (Neuropathologie) und Tierhaus des Fachbereichs Biologie, Justus-Liebig-Universität, Gießen

Eingang des Ms. 14. 4. 1975

1. Einleitung

Die Forderung nach einer erneuten ethologischen Untersuchung von *Tupaia glis* unter Gefangenschaftsbedingungen entstand im Rahmen neurobiologischer Experimente an dieser Spezies, die möglichst viele ohne Störung der Tiere ablesbare, also allein durch Beobachtung zu gewinnende, quantifizierte physiologische Parameter als Grundlage benötigte. Trotz einer relativ guten Kenntnis einzelner Arten der Familie der *Tupaiidae,* deren starkes wissenschaftliches Interesse überwiegend auf ihrer umstrittenen phylogenetischen und systematischen Einordnung am Fuße der Ordnung der Primaten beruht (vgl. Thenius und Hofer 1960; D'Souza a. Martin 1974, hier weitere Literaturangaben), erwiesen sich diesbezügliche frühere Untersuchungen (Sprankel 1961a; Sorenson und Conaway 1964; Conaway und Sorenson 1966; Sorenson und Conaway 1966, 1968; Martin 1968; Sorenson 1970) für diese Zwecke als unzureichend. Mit ihrem Schwerpunkt in der Fortpflanzungsbiologie geben sie ohnehin eine Situation wieder, die bei der Verwendung als Versuchsträger nicht die vorwiegende ist. Die hierbei aus obigen Gründen und wegen ihrer Kleinheit in sie gesetzten Erwartungen haben die Tiere in Anbetracht ihrer leichten Streßbarkeit und der Unmöglichkeit, sie über mehrere Generationen in nennenswertem Umfang zu züchten, im Vergleich mit herkömmlichen Labortieren, nur unvollkommen erfüllt (Schwaier 1973). Hieran anknüpfend hat die Verwendung von *T. glis* bzw. *belangeri* in der Streßforschung (Autrum und v. Holst 1968; v. Holst 1969, 1972a, 1972b, 1972c, 1973, 1974) neue wesentliche Einsichten erbracht.

Obwohl also bedauerlicherweise die Versorgung aus freier Wildbahn noch fast die Regel ist, steigt die Zahl der Laboruntersuchungen mit Tupaias rapid an (vgl. Elliot 1971). Zwar konnten wesentliche Fortschritte bei der Laborhaltung und bei der experimentellen Technik erreicht werden (Schwaier 1974a, 1974b); ein korrespondierender Kenntnisstand in der ethologischen Grundlagenforschung ist indessen nicht erreicht. So sind zum Beispiel die Ergebnisse bei experimentellen Untersuchungen zur circadianen Periodik von *Tupaia* (Hoffmann 1969, 1971) zur Zeit noch nicht befriedigend ausdeutbar.

Gestützt auf die bereits vorliegenden und oben zitierten Erfahrungen wurde auf

[1] Mit Unterstützung der Deutschen Forschungsgemeinschaft (SFB 47, Virologie; Professor Dr. Rott, Gießen).

[2] Herrn Professor Dr. B. Rensch, Münster, zum 75. Geburtstage in Verehrung gewidmet.

Z. Säugetierkunde 41 (1976) 77—101
© 1976 Verlag Paul Parey, Hamburg und Berlin
ISSN 0044—3468/ASTM-Coden ZSAEA7

ein breiteres Untersuchungsgut zugunsten einer möglichst genauen Kenntnis von nur wenigen Individuen verzichtet. Sowohl für die Grundlagenforschung, als auch für die experimentelle Biomedizin versprach eine Untersuchung der Elemente des nichtreproduktiven Verhaltens in ihrem raumzeitlichen Ablauf weiterführende Einsichten, bzw. den Anfall leicht erfaßbarer standardisierter Bezugsgrößen.

Für das von uns gewählte Vorgehen folgten wir in der Terminologie neben Eibl-Eibesfeldt (1972) vorzugsweise Tembrock (1971a, 1971b, 1971c, 1972, 1973). In Anbetracht des Übergreifens von Begriffsinhalten, kann im Text auf einen spezifizierten Verweis verzichtet werden.

2. Material und Methoden

2.1. Material

Für die Untersuchungen standen uns 35 Tupaias zur Verfügung. 21 Tiere waren als Wildfänge vom MPI für Hirnforschung, Frankfurt, über Bangkok bezogen worden. 5 Tiere stammten aus der Frankfurter Nachzucht, 9 weitere wurden in Gießen geboren.

In der Systematik folgen wir Fiedler (1956), Hill (1960), Napier und Napier (1970) und Chiarelli (1972). Die eventuelle Einordnung aufgrund des grau-olivfarbenen Rückens, der Zahl der Zitzen und der Herkunft aus einem nördlichen Verbreitungsgebiet zur Subspezies *T. g. belangeri,* die bei Lyon (1913) der Spezies *T. belangeri* entspräche (vgl. Martin 1968; Schwaier 1973; Kuhn und Schwaier 1973), sollte bis zu einer erneuten systematischen Bearbeitung der *Tupaiinae* offen bleiben (vgl. Hasler und Sorenson 1974).

2.2. Haltung

Wir halten unsere Tupaias in Stahlrahmen-Käfigen von 82 × 59 × 92 cm Größe. Diese sind allseitig mit verzinktem, punktgeschweißtem Draht von 2 cm Maschenweite bespannt. Kot, Urin und Abfälle sammeln sich auf einem Zinkblech unterhalb des Bodengitters. Die Seitenwände des Käfigs laufen in Stahlschienen und sind gegen Acrylglasscheiben bzw. Sichtblenden austauschbar. Die zweigeteilte Vorderwand kann im oberen Teil als Tür geöffnet werden; eine schmale über dem Boden durchlaufende Plexiglasklappe erlaubt schnelles Reinigen und Einbringen des Futters. Das Käfiginventar besteht aus einem mehrgabeligen Ast (Abb. 1), zwei auf dem Boden liegenden, sich überkreuzenden halbrunden Fichtenhölzern, die als Laufstege bevorzugt werden und zwei Schlafkisten aus Spanplatten. Eine auf dem Käfigboden dient gleichzeitig als erhöhter Freßplatz, die zweite außerhalb angebrachte ist für die Tiere über einen Alluminiumstutzen erreichbar und durch einen Schieber zu separieren.

Die Temperatur liegt bei 25 ± 1° C, die relative Luftfeuchtigkeit bei 35 ± 5 %. Nach der abendlichen Käfigreinigung steigt sie kurzzeitig auf 60 %. Zusätzlich zu dem einfallenden Tageslicht wird der Tierraum von 8.00—18.00 Uhr konstant künstlich beleuchtet. Die Tiere erhalten ihr Futter morgens um 7.30 Uhr in einer Portion. Gefüttert wird regelmäßig mit einer breiten Auswahl an Obst, zeitweise mit Salat, Zwiebeln und Eiern sowie täglich mit Fleisch (Katzenfutter in Dosen). Zur Erweiterung des Nahrungsspektrums reichen wir den Tieren in unregelmäßigen Abständen Insekten, Fische und Schnecken.

Nach Abschluß dieser Untersuchungen wurden die Tiere auf Altromin *Tupaia*-Diät Nr. 7 umgestellt. Eine Publikation über den Einfluß solchen Wechsels auf das stoffwechselbedingte Verhalten ist in Vorbereitung.

2.3. Beobachtungsmethoden

Der Protokollant saß außerhalb des Käfigraums und beobachtete durch eine in der Tür des Tierstalls eingelassene kleine Glasscheibe.

Eingeteilt nach Funktionskreisen (Tembrock 1971) wurden folgende Verhaltensweisen registriert[3]:

1. Allgemeine Bewegungsformen: Laufen, Klettern, Springen.
2. Stoffwechselbedingtes Verhalten: Nahrungssuche, Nahrungsaufnahme, Defäkieren, Urinieren, Ruhe, Rekelbewegungen (Strecken und Gähnen).

[3] Die Befunde zu den Funktionskreisen 4 bis 6 werden gesondert veröffentlicht.

3. Komfortbewegungen: Sichkratzen, Belecken, Sichputzen, Abwischen der Schnauze am Substrat.
4. Territoriales Verhalten: Markieren.
5. Fortpflanzungsverhalten: Sexualverhalten (sexuelle Begegnung, ritualisierte Kämpfe, Treiben, Koitus).
6. Kommunikatives Verhalten: Intraspezifische Kommunikation (social grooming, Appetenz zum gemeinsamen Ruhen).

Die jeweiligen Häufigkeiten wurden in in 5-Minuten-Intervalle unterteilte Strichlisten, erweitert durch Symbole, erfaßt. Dauerte eine Verhaltensform länger als eine Minute, so wurde sie erneut protokolliert, um Häufigkeit und/oder Zeitdauer transparent zu machen. Alle Verhaltensformen mit Ausnahme des Funktionskreises „Allgemeine Bewegungsformen", gingen mit Ortsangaben in das Protokoll ein.

Bei den Kletterästen (Abb. 1) wurde die Einteilung in Abschnitte der alphabetischen Reihenfolge nach nicht willkürlich gewählt; die ergab sich vielmehr durch natürliche „Landmarken", gebildet von den Verzweigungen. Weiterhin wurden Ruhezeiten und Trinkdauer gestoppt und die Art des aufgenommenen Futters registriert.

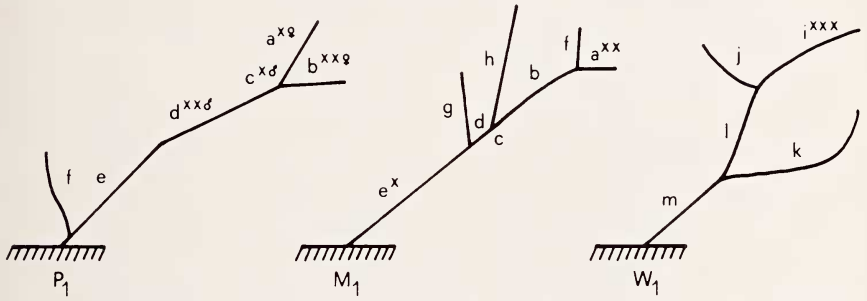


Abb. 1. Schemata der Kletteräste des integrierten Paares P_1, des solitären ♂ M_1 und ♀ W_1 (Kleine Buchstaben = Astabschnitte, x = 1. Kotplatz, xx = 1. Ruheplatz)

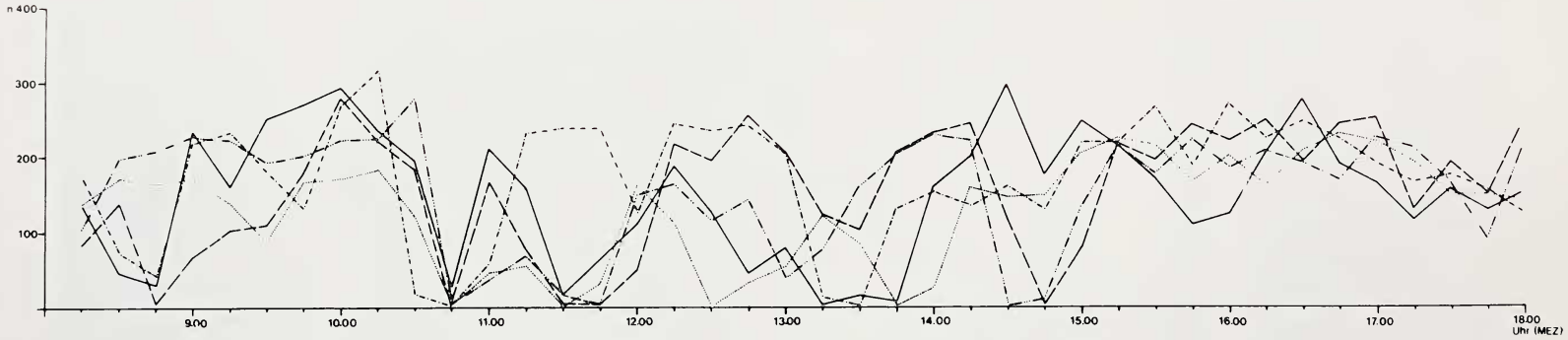
Bei dieser komplexen Art des Protokollierens konnten zwangsläufig die zahlreichen und auf ihren ethologischen Bezug teilweise eingeordneten Lautäußerungen (Sprankel 1961a; Kaufmann 1965; Martin 1968; Hasler und Sorenson 1974) keinen Eingang finden. Abgesehen von der reproduktiven Phase gehen sie überwiegend von bestimmten Reizkonstellationen der Umwelt aus, dienen dann der Stimmungsübertragung oder sind Signale im diffugen Status. In der nichtreproduktiven Phase jedenfalls stehen Lautäußerungen wohl kaum im Dienste der Gruppenbindung.

Der Beobachtungszeitraum betrug 10 Stunden, von 8.00 bis 18.00 Uhr. Grundsätzlich wurden 5 Stunden pro Tag zusammenhängend protokolliert (alternierend von 8.00 bis 13.00 Uhr und von 13.00 bis 18.00 Uhr). Zur Absicherung der Ergebnisse und der Verfolgung von Erstbegegnungen erstreckte sich die Beobachtungsdauer zuweilen über 10 Stunden. Von den folgenden Tieren wurden jeweils Protokolle über mindestens 100 Stunden angefertigt:
P_1 (Paar), M_1 (einzeln gehaltenes ♂), W_1 (einzeln gehaltenes ♀), P_2 (Paar, gebildet aus M_1 und W_1), T_1, T_2, T_3; ♂ 431, ♂ 353, ♀ 442, ♀ 350 (drei einzeln gehaltene adulte ♀♀ und Subadulte beiderlei Geschlechts als Vergleichstiere). Die übrigen Tiere wurden zur Klärung von Einzelfragen innerhalb bestimmter Funktionskreise herangezogen. Die Ergebnisse der Arbeit basieren auf insgesamt 950 Beobachtungsstunden.

3. Pragmatischer Teil

3.1. Aktivitätsrhythmik

Die Tiere erwachen in der Dämmerung und kommen zwischen 6.00 und 6.30 Uhr (MEZ) aus ihren Schlafkisten. Diese Beobachtung deckt sich weitgehend mit Ergebnissen von Sprankel (1961 a), Kaufmann (1965) und Sorenson (1970). Sprankel gibt als Aktivitätsbeginn ungefähr 6.30 Uhr an, Kaufmann 5.00 — 6.00 Uhr. Sorenson beobachtete bei Sonnenaufgang (5.00 — 5.20 Uhr), daß *T. chinensis* schon aktiv



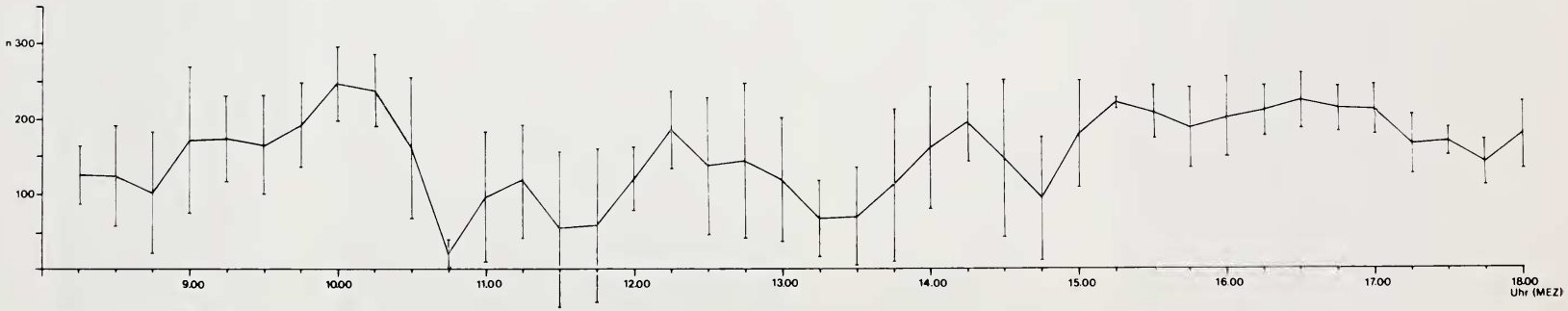


Abb. 2 (oben). 5 Aktogramme von M_1. Jede Kurve ist zusammengesetzt aus zwei 5stündigen Protokollen, die jeweils an zwei hintereinanderliegenden Tagen aufgenommen wurden. — *Abb. 3 (unten).* Aktivitätskurve M_1 gemittelt aus den Kurven in Abb. 2 (50 h) mit Standardabweichung. (Zeiteinheiten: 15 Min.)

ist und frißt, *T. longipes* Individuen gähnen und sich strecken, andere Arten gerade erwachen. Nach ausgiebigem Gähnen und Strecken (Sprankel 1961 a) beginnen die Tupaias sich zu putzen. Zu dieser meist länger dauernden Komfortbewegung beziehen die Tiere gern einen exponierten Platz (Kastendeckel, Ast; s. S. 95). Im Anschluß daran folgen Trinken und Fressen. Allerdings stehen vor der regelmäßigen Fütterung um 7.30 Uhr nur Nahrungsreste vom Vortag zur Verfügung. Experimentelles Verschieben der Fütterungszeit bleibt praktisch ohne Einfluß auf die Aktivitätsrhythmik. Nach bislang ungleichwertigen Beobachtungsmethoden haben die Genera *Tupaia* und *Urogale* (Polyak 1957) Aktivitätskurven mit zwei Maxima. Sprankel (1961 a) stellt bei *Tupaia glis* eine bis 11.30 Uhr dauernde Vormittagsaktivität fest und eine Hauptaktivität zwischen 17.00 und 18.00 Uhr. Vandenbergh (1963, p. 203) hat bei der gleichen Art „definite peaks in activity early and late in the day" gefunden. Die Tiere *(T. glis)* von Kaufmann (1965) waren hauptsächlich aktiv vom Helligkeitsbeginn (5.00 – 6.00 Uhr) bis 9.00 oder 10.00 Uhr und am Nachmittag bis zur Dunkelheit (ungefähr 19.00 Uhr). Sorenson und Conaway (1964) und Sorenson (1970) berichten von zwei Aktivitäts-Peaks bei sämtlichen von ihnen untersuchten Species: *T. longipes* um 7.00 und 18.00, *T. chinensis* um 8.00 und 14.00, *T. gracilis* um 6.00 und 14.00, *T. palawanensis* um 9.00 und 16.00 und *L. tana* um 9.00 und 14.00 Uhr.

Maß für die Aktivität unserer Tupaias ist ihre Lokomotorik (vgl. Aschoff 1962), zusammengefaßt im Funktionskreis „Allgemeine Bewegungsformen". Die Häufigkeit der Verhaltensformen — Laufen, Klettern, Springen — wurden pro Zeiteinheit summiert und gegen die Zeit aufgetragen. Besonders charakteristisch läßt sich die Zweigipfligkeit an dem solitär gehaltenen ♂ M_1 demonstrieren (Abb. 2), bei dem 15 min. Intervalle gewählt wurden, um auch die Kurz-Zeit-Rhythmen aufzuzeigen. An den über 10 Tageshälften verteilten Beobachtungen fallen die Kurven in der Ruhepause um 10.45 und beim Eintritt in den nachmittäglichen Aktivitätsschub um 15.15 Uhr fast zusammen (vgl. Standardabweichung Abb. 3). Der Vergleich beider Abb. lehrt ferner, daß der mittlere Abschnitt des durch diese beiden Fixpunkte 3geteilten *Tupaia*-Tages die stärksten Abweichungen aufweist, gefolgt von dem vormittäglichen Abschnitt und schließlich dem durch ein ausgeglichenes Aktivitätsmuster charakterisierten Abschnitt bis zum Aufsuchen der Schlafkisten. Zur Aufdeckung der Korrelation bzw. Motivation der einzelnen Kurz-Zeit-Schübe werden vergleichende Untersuchungen an weiteren Individuen fortgesetzt.

Die Gültigkeit dieser Aussage wurde durch den Vergleich von 11 Tieren erhärtet: Alle Tiere haben die Ruhepause um 10.30 Uhr gemeinsam. Die höheren Maxima

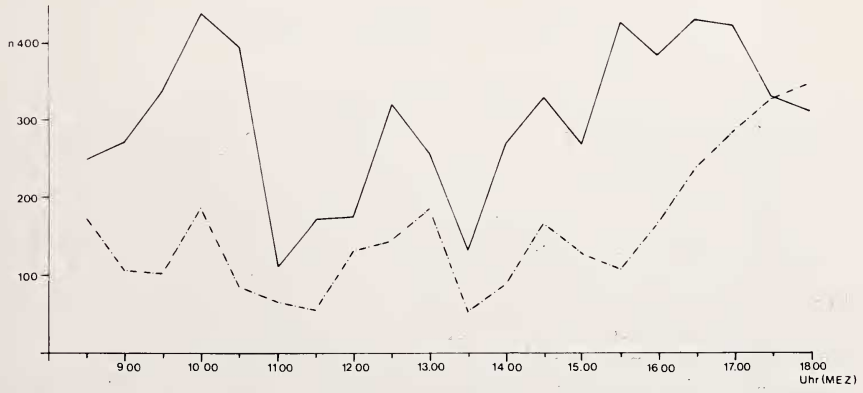


Abb. 4. Aktogramme M_1 (—)/W_1 (· — · —) gemittelt (50 h). (Zeiteinheit: 30 Min.)

werden ab 15.00 Uhr, eine zweite kleinere Spitze wird zwischen 9.00 und 10.00 Uhr erreicht. Unter Einschluß der Beobachtungen an T_1, T_2 und T_3 gehört *T. glis* mit dieser Verteilung der Aktivitätsmaxima zum Alternanstyp (Aschoff 1962). Nach hier nicht wiedergegebenen graphischen Darstellungen nach 60 Min. Einheiten wird die Verteilung auf 2 ungleichwertige Gipfel besonders deutlich; allerdings geht mit der Verwendung solch grober Zeitraster ein erheblicher anderweitiger Informationsverlust (Kurz-Zeit-Rhythmus) einher (Aschoff 1962).

Neben dem schon besprochenen auffällig strengen Individualmuster von dem solitären ♂ M_1 (Abb. 2) zeigt sich im einzelnen, daß in beiden Geschlechtern Einzelhaltung zur höheren Aktivität führt (Abb. 4) gegenüber einem eingewöhnten Paar (Abb. 5). Generell sind ♀♀ weniger aktiv als ♂♂; in extremen Einzelfällen kann es in beiden Richtungen zu Überschneidungen kommen. Ferner ist der Wechsel zwischen Aktivität und Ruhe bei den Solitären im mittleren Tagesabschnitt ausgeprägter. Das während der Tagesaktivität meist einzige Zusammenfallen der Kurven von Paaren, im zitierten Fall (Abb. 5) um 11.30 Uhr, ist nicht nur Ausdruck einer Synchronisation, sondern auch der Synlokalisation. Beides ist absolutes Charakteristikum und damit Voraussetzung für eine intakte Partnerbildung (s. Fußnote S. 78).

Unabhängig von einer Ausdehnung der Beleuchtung über 18.00 Uhr hinaus endet die Aktivität der Tupaias mit dem Aufsuchen der Schlafkisten um 18.30 Uhr.

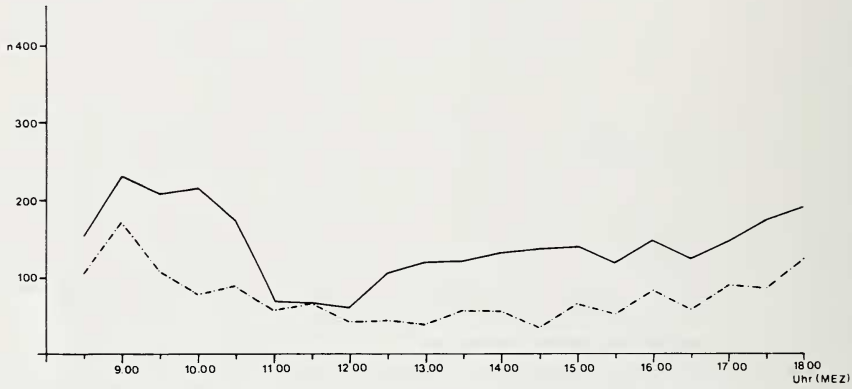


Abb. 5. Aktogramme P_1 (♂: —; ♀: . — . —) gemittelt (80 h). (Zeiteinheit: 30 Min.)

3.2. Stoffwechselbedingtes Verhalten

3.2.1. Nahrungssuche, Nahrungsaufnahme

Nach der täglichen Fütterung um 7.30 Uhr laufen die von da ab ungestörten Tiere zu ihren Näpfen und suchen sich zunächst ihr bevorzugtes Futter heraus. Bezüglich Nahrungsspektrum und Präferenz decken sich unsere Erfahrungen mit den von Hofer (1957), Polyak (1957), Sprankel (1961 a), Vandenbergh (1963), Sorenson und Conaway (1964), Kaufmann (1965), Kuhn und Starck (1966), Martin (1968) und Sorenson (1970). Tupaias wählen sehr rasch nach kurzer visueller und olfaktorischer Kontrolle. Liegt das begehrte Futter unter anderer Nahrung versteckt im Napf, so hebeln die Tiere die oberen Brocken mit der Schnauze beiseite oder wenden sie einhändig um, sich mit der anderen Hand auf dem Napfrand abstützend.

Nach den Erfahrungen an wildgefangenen späten Nestlingen, die z. T. in Einzelhaltung in Gefangenschaft heranwuchsen, ist das Einzwängen der Schnauze in Ritzen

Tabelle 1

Umdrehen des Futters im Napf; Handgebrauch von P_1

	a		b	
	♂	♀	♂	♀
rechts	47	7	21,9	36,9
links	168	12	78,1	63,1
Summe	215	19	100,0 %	100,0 %

a = Summe der Häufigkeiten über 80 h; b = Prozentuale Verteilung der Händigkeit

und das Einsetzen als Hebel etwa beim Umwenden von Steinen als stammesgeschichtlich erworben zu betrachten. Im Vergleich etwa mit den ebenfalls durch Manipulierfähigkeit ausgezeichneten Sciuromorphen (vgl. Napier und Napier 1967, p. 10) bedeutet das einhändige Heranholen, Ergreifen und Halten und das portionsweise zum Mund-Führen von Nahrung bei Tupaias einen erheblichen evolutiven Fortschritt (vgl. Sprankel 1960 b).

Eine Untersuchung der Händigkeit bei dieser individuell unterschiedlich eingesetzten Technik am Futternapf ergab z. B. am Paar P_1 eine Bevorzugung der linken Hand für beide Tiere (vgl. Tab. 1). Dabei sind die hohen Werte für P_1 ♂ auffällig, mit denen es sich diese Technik zu eigen macht.

Bei dem gehäuften Angebot im Napf heben die Tiere die Nahrung bevorzugt mit dem Mund, seltener mit der Hand heraus. Der Nahrungstransport zum Freßplatz erfolgt im Mund.

In Zwangssituationen wie etwa beim Langen nach kleinen Nahrungsstücken durch den engmaschigen Bodenrost hindurch schleudern unsere Tupaias dem Maschendraht flach aufliegend mit dem durchgestreckten Arm die Brocken einhändig nach oben, im Zugriff ohne optische Kontrolle und dann mit dem Maul auffangend.

Zur Nahrungsaufnahme richten sich Tupaias häufig auf ihren Hinterextremitäten auf, stützen sich mit dem Schwanz ab und halten dabei das Futter mit beiden Händen bzw. mit einer Hand. Einzelheiten hierzu, auch über Kaubewegungen, werden von den oben erwähnten Autoren beschrieben.

Einen Teil der Nahrung tragen die Tiere auf einen exponierten Platz (Kastendeckel) und fressen dort in der für sie typischen Haltung (vgl. Sprankel 1960 a/b, 1961 a).

Eine Quantifizierung der Nahrungsaufnahme beruht auf tatsächlich beobachtetem Fressen. Eine Übersicht (Abb. 6) der Häufigkeiten im Mittel über die Bevorzugung bestimmter Orte zum Fressen zeigt, daß alle untersuchten Tiere ihre Nahrung direkt aus dem Napf, vom Boden und auf dem Kastendeckel zu sich nehmen, die Äste dagegen fast überhaupt nicht zum Fressen aufsuchen. Individuelle Unterschiede spielen eine untergeordnete Rolle bzw. sind anderweitig motiviert: Die Bevorzugung des Napfes mit 60 % auch als Freßplatz durch P_1 ♂ (Tab. 2) ist in erster Linie durch seine große Manipulierfreudigkeit begründet. Das einzeln gehaltene ♀ W_1 meidet zum Fressen wie alle Tiere die Äste. Bei dem Wert 2,4 % in Tab. 2 handelt es sich jedoch um Fressen von Kot, der zufällig von der Kotstelle des ♀ auf einen darunter befindlichen Ast trifft.

Boden und Kastendeckel haben in ihrer Qualität insofern Gemeinsames, als unter Boden überwiegend die halbrunden Fichtenhölzer zu verstehen sind: beide Substrate

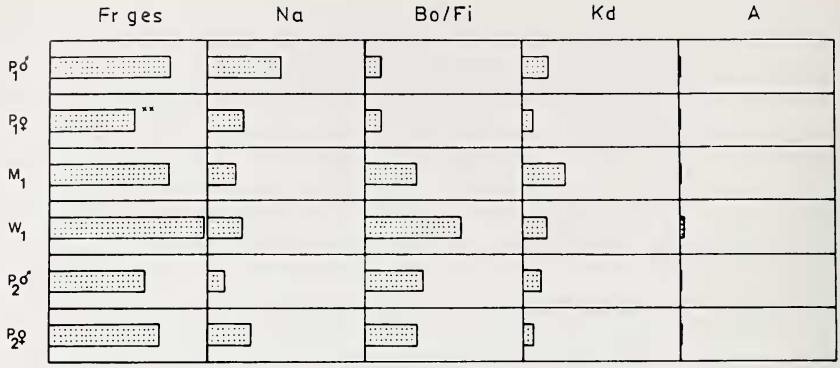


Abb. 6. Häufigkeit der Nahrungsaufnahme pro Tag mit Verteilung auf verschiedene Örtlichkeiten, gemittelt (P_1 80 h, M_1 und W_1 50 h, P_2 [M_1 und W_1 verpaart] 30 h). (Fr ges = Fressen gesamt, Na = aus Napf, Bo/Fi = auf Boden, bzw. Fichtenhölzern, Kd = auf Kastendeckel, A = auf Ast.) P_1** ♀ fraß sehr viel seltener, dafür jeweils größere Portionen. Für den Vergleich der Freß-Häufigkeiten wurden deshalb die Werte dieses ♀ mit dem geschätzten Faktor 2 multipliziert

Tabelle 2

Verteilung der Nahrungsaufnahme (insgesamt) auf bestimmte Örtlichkeiten in %

	P_1 ♂ %	P_1 ♀ %	M_1 %	W_1 %	P_2 ♂ %	P_2 ♀ %
Na	60	44,8	22,8	21,9	19,5	41,7
Bo/Fi	15	21,4	44	59,7	60,8	47,4
Kd	25	33	33	16	18,9	10
A	—	0,8	0,2	2,4	0,8	0,9
Fr ges.	100	100	100	100	100	100

sind glatte und breite Erhebungen, auf denen Tupaias heruntergefallene Nahrung leichter wieder aufnehmen können. Auch bei Käfigen mit Böden, die Futterverluste ausschließen, wird eine mäßige Erhebung als Freßplatz bevorzugt. Dem Moment des Sicherheitsbedürfnisses scheinen diese Orte zu genügen.

Bei der zeitlichen Verteilung der Nahrungsaufnahme (Abb. 7—12) werden die individuellen Präferenzen für bestimmte Orte (vgl. Abb. 6, Tab. 2) ebenfalls deutlich. Ferner decken sich generell Verlauf von Nahrungsaufnahme und Muster lokomotorischer Aktivität (vgl. Abb. 4 und 5). Das heißt, auch unter Laborbedingungen mit einer nahezu punktförmigen Futterquelle verteilt sich die Nahrungsaufnahme in Form von Kurz-Zeit-Intervallen über den Tag, also auch überwiegend mit einem Anstieg in der nachmittäglichen Aktivitätsphase. Demnach nehmen Tupaias zwar zunächst zwangsläufig große Brocken auf, verzehren aber nur jeweils kleine Portionen (entsprechend der eingangs gegebenen Definition) und verstreuen den Rest über den gesamten Käfig, können also so ihr offensichtlich stammesgeschichtlich fixiertes, im wesentlichen die lokomotorische Aktivität bestimmendes Muster der Nahrungsaufnahme auch unter Gefangenschaftsbedingungen ablaufen lassen.

Abb. 7—12. Häufigkeiten der Nahrungsaufnahme über den Tag mit Verteilung auf die verschiedenen Örtlichkeiten (gemittelt). Zeiteinheit: 15 Min. ..... = Fressen gesamt, — — = aus Napf; —— = vom Boden (einschl. Fichtenhölzer); — · — · — = vom Kastendeckel

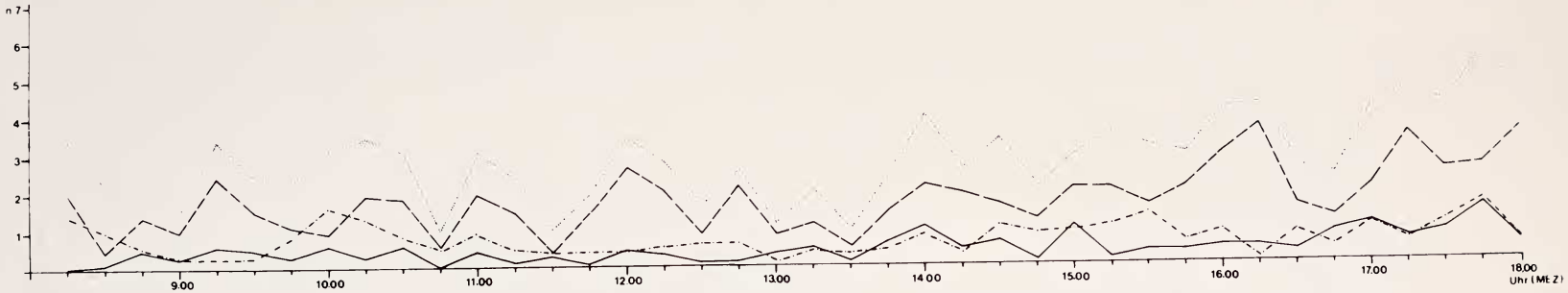


Abb. 7. P1 ♂

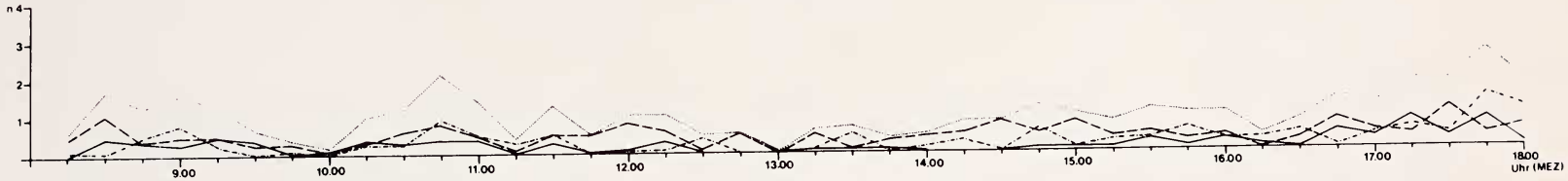
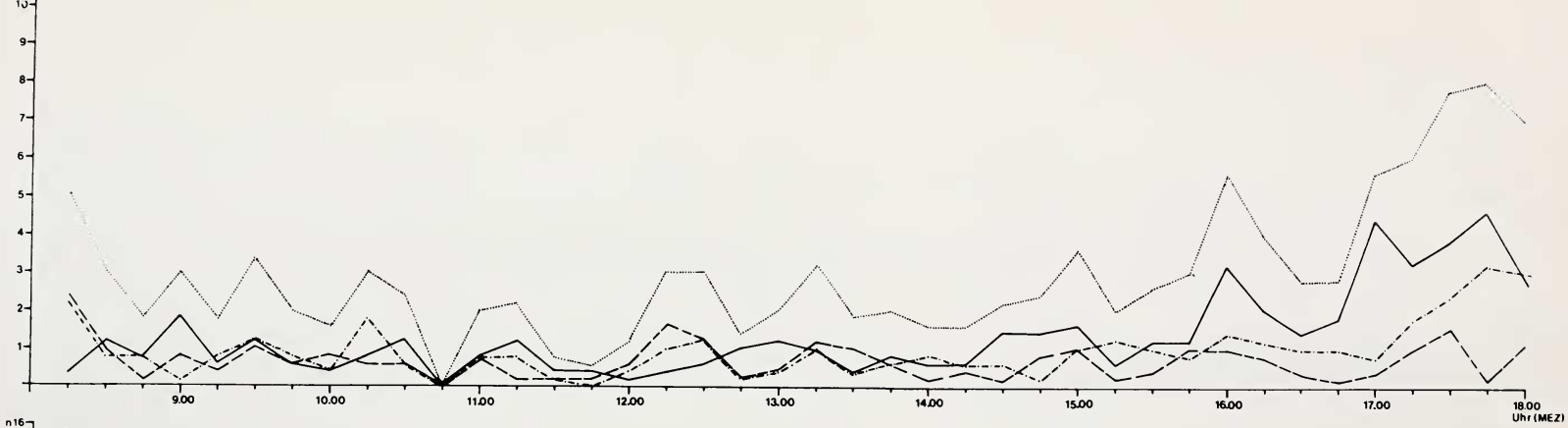


Abb. 8. P1 ♀

Abb. 7 und 8. P1 Verteilung der Nahrungsaufnahme (80 h)



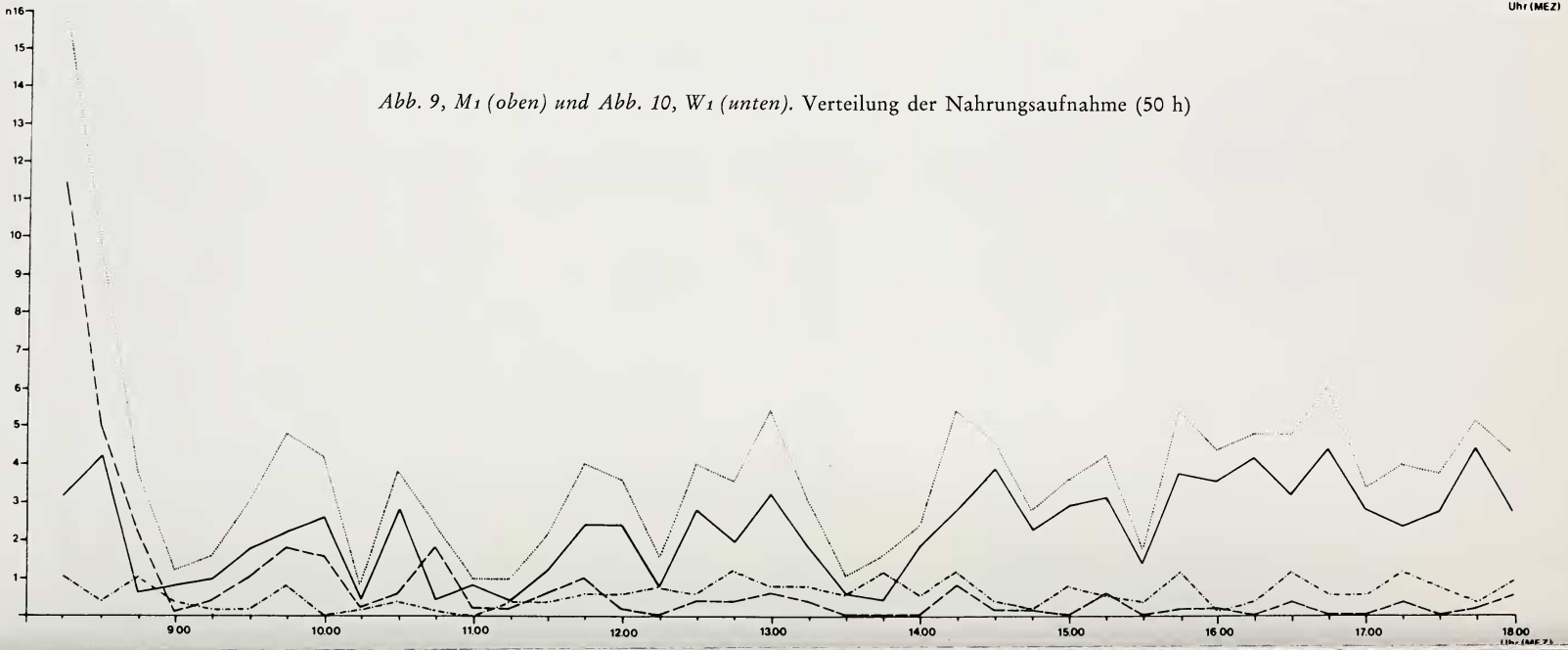


Abb. 9, M1 (oben) und Abb. 10, W1 (unten). Verteilung der Nahrungsaufnahme (50 h)

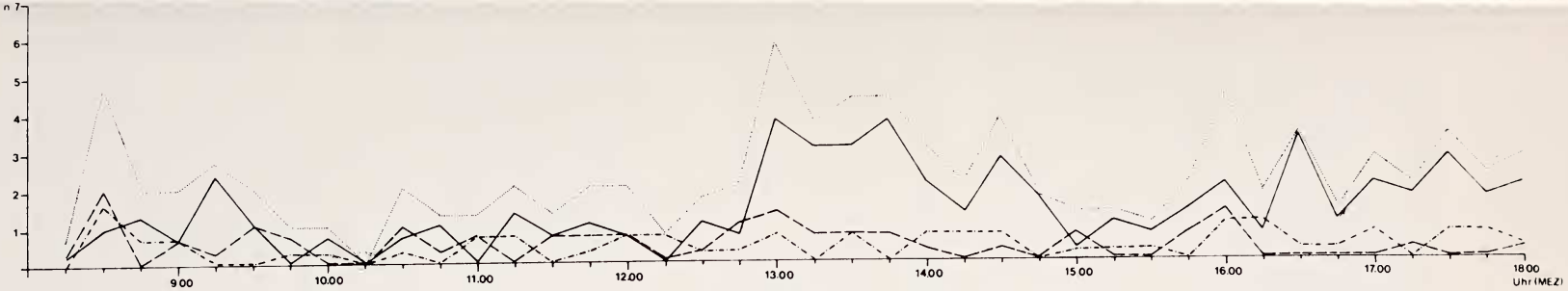


Abb. 11. P2 ♂

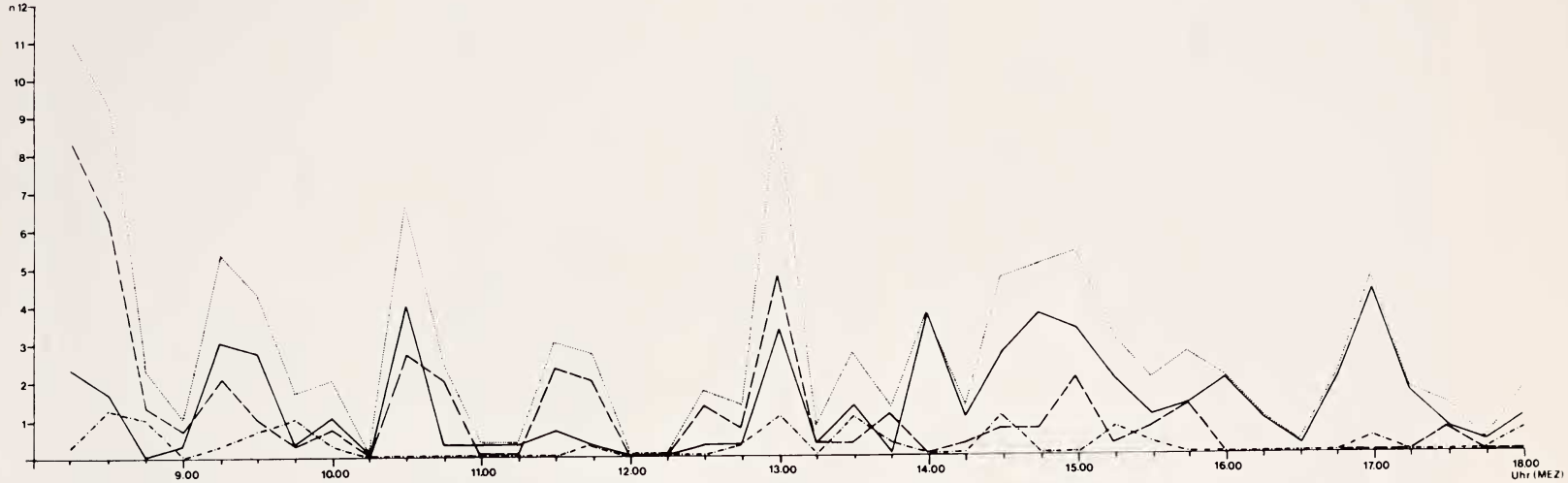


Abb. 12. P2 ♀

Abb. 11 und 12. P2 Verteilung der Nahrungsaufnahme (40 h, ab 2. Tag der Verpaarung)

Der Napf verliert sehr schnell im Tagesverlauf seine Bedeutung als alleinige Futterquelle und hat nur noch Bedeutung als ein mehr oder weniger individuell bevorzugter Freßplatz. Das interessante Beispiel P_1 ♂, ♀ verdeutlicht solche individuellen Gepflogenheiten. Das niedrige Niveau der Kurven des ♀ erklärt sich aus größeren auf einmal aufgenommenen Portionen, denn es behält über die gesamte Versuchsdauer normales Körpergewicht. Daneben bevorzugt das gern manipulierende ♂ auch bis Ende des Tages den Napf als Freßplatz. Beide Verhaltensweisen bewirken, daß kaum in kleinere Portionen zerlegtes Futter über den Käfig zerstreut wird.

Ferner werden Individualmuster, wie der Vergleich von W_1 und M_1 mit P_2 ♂, ♀ lehrt, von einer Verpaarung wenig berührt. Die hohen Anfangswerte des ♀ bleiben erhalten. Bei der Synchronisierung des Absinkens auf 0 um 10.15 Uhr folgt das ♂ dem ♀ als Ausdruck eines intakten Paarbindungsmechanismus. Umgekehrt beweisen gemeinsame Anstiege wie z. B. um 13.00 Uhr, daß Nahrungskonkurrenz auch am gleichen Futterplatz keine Rolle spielt. Sogar am 1. Tag der Verpaarung fraßen M_1 und W_1 schon 25 Minuten nach ihrer ersten Begegnung ohne Rivalitäten gemeinsam aus einem Napf. Dominante ♂♂ nehmen gelegentlich ♀♀ Nahrungsstücke ohne Gegenwehr aus dem Mund; bei Graviditäten wurde am selben Paar Umgekehrtes beobachtet (vgl. Sprankel 1961 a).

Über die Bedeutung einer ebenfalls beobachteten Nahrungsaufnahme von wenigen Wochen alten Jungtieren aus dem Mund der Mutter sind weitere Untersuchungen im Gange.

Auch bei der gemeinsamen Haltung verschiedener Species erfolgt nach Sorenson (1970) die Nahrungsaufnahme ohne Aggression.

Die Trinkfrequenz folgt ebenfalls der allgemeinen Aktivitätsrhythmik mit (beibehaltenen) individuellen Mustern, allerdings mit breiterer Streuung innerhalb der Portionierung. Die durchschnittlichen Häufigkeiten pro Tag liegen zwischen 24,1 und 5,5 bei einer absoluten Länge von 1 bis 10 Sekunden.

3.2.2. Defäkieren

Alle unsere Tiere suchen als Appetenzverhalten zum Defäkieren eine exponierte Stelle im Käfig auf. Von den 35 Tupaias haben 28 einen Ast, 7 bei fehlendem Ast (in kleineren Versuchskäfigen) Kastendeckel als Kotplätze gewählt. Jedes Tier hat einen oder mehrere feste Plätze, wobei eine Stelle bevorzugt wird (vgl. Tab. 3). Nach Verlassen der Schlafkiste kotet grundsätzlich bis zur Ruhepause jedes Tier einmal, die Frequenz steigert sich im Laufe des Tages bis zu einer Häufigkeit von höchstens 5mal während der nachmittäglichen Aktivität mit einer Gesamtfrequenz, die individuell zwischen 6 und 11 liegt.

Tabelle 3

Prozentuale Verteilung des Defäkierens auf verschiedene Kotplätze

	P_1 ♂ %	P_1 ♀ %	M_1 %	W_1 %	P_2 ♂ %	P_2 ♀ %
1. Kotplatz	100c	51a	88e	84i	50e	27i
2. Kotplatz		41b	12b	11j	19b	24b
3. Kotplatz		5d		5k	15i	21j
4. Kotplatz		2c			11j	21h
5. Kotplatz					5k	7k

kleine Buchstaben = Astabschnitte (s. Abb. 1)

Die charakteristische Haltung dabei ist, daß das Körperende bei horizontaler Haltung von Kopf und Rumpf und Anheben des Schwanzes über Ast oder Kastendeckel hinausragt (Abb. 13). Austretende Kotzapfen (Länge ca. 3 cm, Gewicht ca. 1,2 g) fallen also auf den Boden, wo sie im Laufe des Tages zu einer kleinen Pyramide anwachsen. Häufig rutschen nach einem Schwanzschlag die Tiere im Anschluß an das Defäkieren mit ihrem Perineum ein Stück auf dem Ast entlang. Danach drehte sich z. B. M_1 regelmäßig auf dem Ast um und beroch diese Aststelle. Neben Reinigung des Anus könnte diesem Verhalten Markierungsfunktion zukommen, das MARTIN (1968) unabhängig vom Koten als „sledging behavior" bezeichnet (vgl. SPRANKEL 1961a). Oft läuft das Tier dann zu seinem frischen Kot, beriecht ihn und frißt davon.

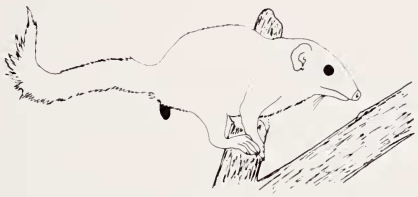


Abb. 13. P_1♀ Kotstellung. (Gezeichnet nach Diapositiv)

Auffällig und einer Überprüfung an einem größeren Material wert ist die fast völlige Übereinstimmung der gesamten Kotabgabe bei beiden Paaren innerhalb der Geschlechter und die Abnahme der Häufigkeit des Defäkierens von M_1 und W_1 nach der Verpaarung.

Das Einnehmen der charakteristischen Kotstellung ist oft für ein anderes Tier Auslöser hinzulaufen, den Anus zu beriechen und gelegentlich den austretenden Kot zu fressen. Die im allgemeinen Bewegungsablauf nur selten vorkommende Querorientierung einer *Tupaia* zum Ast wird hierbei zuweilen als Kotstellung mißverstanden.

Koprophagie, insbesondere wechselseitige, ohne Einhaltung einer bestimmten Richtung bezüglich der Partner, Registrieren der Intension zum Kotabsetzen und schließlich die Häufigkeit (auch in Gruppen mit anderer Ernährung, pers. Mitt. SCHWAIER) lassen den Schluß zu, daß Koprophagie nicht gefangenschaftsbedingt ist, sondern dem Kot wahrscheinlich neben einer ernährungsphysiologischen noch weitere näher zu untersuchende Bedeutung zukommt.

Nach MARTIN (1968) benutzen Paare die gleiche Kotstelle. Diese Beobachtung findet sich bei unseren Tieren nicht bestätigt. Nur einmal während 100 Beobachtungsstunden benutzte das ♀ P_1 den einzigen Platz des ♂. Das Paar P_2 defäkierte die ersten Tage nach der Verpaarung über beide Reviere verteilt, wobei das ♂ in 50 h 5mal die bevorzugte Stelle des ♀ aufsuchte; später benutzten beide Tiere wieder ihre alten Kotstellen.

3.2.3. Urinieren

Tupaias knicken beim Urinieren mit den Hinterbeinen ein und berühren mit Penis oder Clitoris das Substrat. Diese Art des Urinabsetzens und das tropfenweise Urinieren mit damit verbundenem Trippeln (SPRANKEL 1961a) waren die einzigen Formen der Miktion, die bei unseren Tieren registriert werden konnten.

Das Trippeln im tropfenweise abgesetzten Urin kommt wesentlich seltener als das Einknicken und Nachziehen des Hinterkörpers vor. Nur die ♂♂ konnten gelegentlich beobachtet werden, wie sie auf Ästen, dem Kastendeckel, dem Rand des Futternapfes oder auf den Fichtenhölzern entlangtrippelten und urinierten. ANDREW (1964) beobachtete dieses Verhalten nicht, bei MARTIN (1968) wird es nicht erwähnt. Bei den

Tabelle 4

Verteilung des Urinierens auf verschiedene Örtlichkeiten in %

Fichtenhölzer %	Kastendeckel %	Ast %	Napfrand %	Total %
83	7	5	5	100

von SORENSON (1970) untersuchten Species zeigte nur ein *T. longipes* ♂ diese Verhaltensweise, alle anderen Tiere urinierten nach dem ersten Modus. Dieses Einknicken bei der Miktion erinnert stark an ein von SEITZ (1969) untersuchtes Harnabsetzen bei den *Lorisinae*. Zumindest das mit Trippeln verbundene Urinabsetzen muß als ritualisiert bezeichnet werden. Unsere Tupaias harnen auf die Fichtenhölzer am Käfigboden, die Deckel der Schlafkisten, die Ränder der Futternäpfe und die Äste, wobei die Fichtenhölzer bevorzugt frequentiert werden, wie die prozentuale Verteilung des Urinierens auf verschiedene Örtlichkeiten in Tab. 4 zeigt. Diese Beobachtungen stützen die Vorstellung über die Bedeutung des Urins im territorialen und sozialen Bereich. Eine weitergehende Interpretation lassen diese Daten nicht zu, zumal allein schon nach den absoluten Werten das Urinmarkieren gegenüber dem Markieren mit dem Jugulo-Sternalfeld eine stark untergeordnete Rolle spielt.

3.2.4. Ruhe

Neben dem nächtlichen Tiefschlaf, zu dem die Tupaias ihre Schlafkisten aufsuchen (SPRANKEL 1961 a), haben die Tiere feste Ruhezeiten im Verlaufe ihrer Aktivität (vgl. 3.1.). SPRANKEL (1961 a) schreibt, daß seine Tiere um 11.30 Uhr einen mehrstündigen Mittagsdämmerschlaf beginnen und in der nachmittäglichen Aktivitätsphase unter Umständen nochmals einen Dämmerschlaf einlegen. MARTIN (1968) gibt für *T. belangeri* eine Ruhepause zwischen 10.30 und 15.00 Uhr an, POLYAKS (1957) *Urogale* ruhten während der Mittagsstunden. Bei unseren Tupaias liegt die erste Ruheperiode zwischen 10.30 und 11.00 Uhr (vgl. Aktogramme Abb. 1—4). Im weiteren Verlauf des Tages legen die Tiere bis etwa 15.00 Uhr noch mehrmals Ruhepausen ein, die immer wieder von Aktivitätsschüben unterbrochen sind.

Zum Ruhen suchen die Tiere als Appetenzhandlung bestimmte Ruheplätze auf. Die Äste werden gegenüber den Fichtenhölzern und Kastendeckeln bevorzugt (Tab. 5).

HASSENBERG (1965) definiert Ruhe als Oberbegriff für alle Zustände der Inaktivität. Die Autorin unterscheidet: 1. Rast, körperliche Ruhe bei völligem Wachsein;

Tabelle 5

Prozentuale Verteilung der Ruhezeiten auf verschiedene Örtlichkeiten

	Äste %	Kastendeckel %	Fichtenhölzer %	Total %
P_1 ♂	96,6	0,3	3,1	100
P_1 ♀	99,6	0,3	0,1	100
M_1	90	—	10	100
W_1	88	—	12	100
P_2 ♂	79	--	21	100
P_2 ♀	92	0,2	7,8	100

Abb. 14. Phasen des Abliegens (a, b) und Intensitätsstufen des Ruhens (c, d) von P1♀ (in Astabschnitt d). a = Vor dem Abliegen; b = Kauerlage, Kopf erhoben; c = Kauerlage, Kopf auf Substrat abgestützt; d = Bilchlage

2. Dösen, die leichteste (geringste) Intensität des psychischen, triebbedingten Ruhezustandes; 3. Halbschlaf, 4. Leichtschlaf und 5. Tiefschlaf (Abwandlung des triebbedingten Ruhezustandes). Nach Hassenberg (1965) zeigen sich bei der Rast im Gegensatz zu den triebbedingten Ruhezuständen keine Appetenzhandlungen wie Aufsuchen eines geeigneten Ruheplatzes und Einnehmen einer bestimmten Lage bei jeweils charakteristischem Bewegungsablauf (Abb. 14 a — d). Da unsere Tiere während der Mittagszeit immer zum Ruhen bestimmte Plätze aufsuchen, handelt es sich hierbei also um triebbedingte Ruhezustände. Dösen kommt von den Ruhezuständen am häufigsten bei unseren Tieren vor. Dabei zeigen diese ein typisches Dösgesicht (Hassenberg 1965) mit halb geschlossenen Augen (vgl. Abb. 15). Die höchste Intensitätsstufe außerhalb des Schlafkastens ist der Leichtschlaf.

Die verschiedenen Ruhestellungen, die unsere Tiere einnehmen, sind abhängig von der Intensität des Ruhens und vom Substrat. Es kommen als Grundstellungen Strecklagen und Einroll-Lagen vor (Hassenberg 1965). Innerhalb der Strecklagen können Kauerlage und gestreckte Bauchlage unterschieden werden, die Einroll-Lage entspricht der Bilchlage (Klassifikation nach Hassenberg 1965).

Kauerlage und gestreckte Bauchlage werden von den Tupaias bei geringerer Ruheintensität eingenommen. In der Kauerlage liegen die Tiere auf dem Bauch, den Rumpf bei versammelten Extremitäten leicht kyphotisch gekrümmt (Abb. 14 c). Die Tiere halten den Kopf zu Beginn des Ruhens meist aufrecht, um ihn dann auf dem Substrat oder ihren Händen abzustützen (Abb. 14 b, c). In längeren Ruhephasen nehmen die Tiere zeitweilig bei größerer Ruheintensität die Bilchlage ein. Der Kopf wird in dieser Lage auf die Brust eingeschlagen (Abb. 14 d).

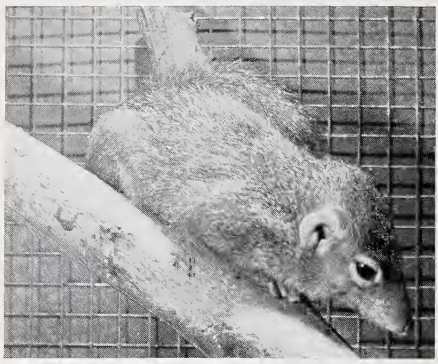


Abb. 15. P1 ♂ Ruhen, Kauerlage (in Ac). Beachte „Dösgesicht" und Schwanzhaltung (vgl. Abb. 16g)

Die Schwanzhaltung in der Ruhestellung ist stark vom Substrat abhängig (Abb. 16). Auf schmalen Ästen wird der Schwanz entweder nach hinten ausgestreckt, liegt S-förmig auf dem Substrat oder ist in einer halben Windung um den Ast geschlagen (Abb. 16 a — c). Auf breiteren Unterlagen wie zum Beispiel Kastendeckel oder Fichtenhölzer wird der Schwanz immer zum Kopf gebracht. Er liegt parallel zum Körper (Abb. 16 d) und kann mit der Spitze quer unter den Bauch oder unter den Kopf eingeschlagen werden (Abb. 16 e, f). Gelegentlich legen die Tiere die Spitze über den Nacken (Abb. 16 g). Zusätzlich kann bei der Bilchlage der Schwanz zwischen die Extremitäten geschlagen werden und bedeckt dann mit der Spitze den Kopf wie eine Kapuze (Hofer 1957; Sprankel 1961 a). Diese letzte Stellung entspricht einer typischen Tiefschlafstellung im Kasten und wird nur von sehr zahmen Tieren außerhalb des Schlafkastens eingenommen. Auch Neonaten sind in ihrer Wurfkiste schlafend in dieser Haltung auf der Seite liegend beobachtet worden.

Als vorbereitende Bewegung zur Orientierung des Schwanzes drehen sich die Tiere häufig um die eigene Achse.

Die beschriebenen Ruhestellungen von *T. glis* werden nach Beobachtungen von Sorenson (1970) und Polyak (1957) auch von anderen Species eingenommen. Sorenson (1970) beschreibt eine ventrale Lage mit ausgestrecktem Schwanz auf Ästen für *T. minor* und *T. gracilis,* mit untergeschlagenem Schwanz und teilweise eingeschlagenem Kopf für *T. minor, T. gracilis, L. tana* und *T. longipes.* Eine weitere Ruhestellung, in der *T. longipes* in ausgestreckter Position auf flachen Ruhebrettern liegt, den Kopf nach unten gekippt hat und den Schwanz schlaff über eine Kante hängen läßt, konnte vom Autor bei *T. glis* nur selten beobachtet werden. Gelegentlich lag ein Tier auf einem waagerechten Ast, Schwanz und Kopf hingen frei nach unten, desgleichen ein Arm und manchmal eine Hinterextremität. Diese Stellung ist nach Hassenberg (1965) als Reitlage einzuordnen. Die Schwanzhaltung des in Kauerlage ruhenden Tieres *(T. belangeri)* bei Martin (1968) ist zeichnerisch irreführend wiedergegeben. Wie zuvor beschrieben, ruhen die Tiere dann mit dem Kopf auf der Schwanzspitze. In der Zeichnung läuft sie jedoch bis zum Oberschenkel weiter; der Schwanz hätte demnach doppelte Rumpflänge.

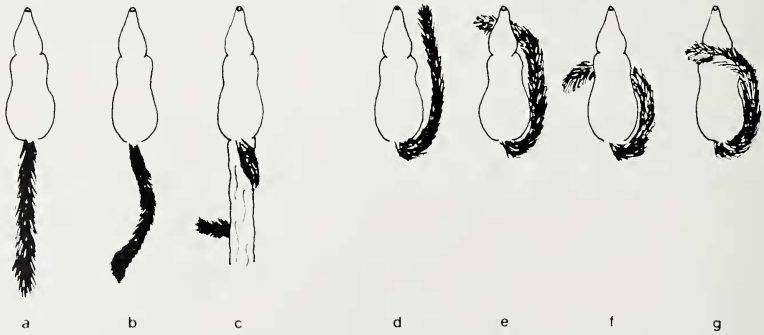


Abb. 16. Modifizierbarkeit der Schwanzhaltung in der Kauerlage in Abhängigkeit vom Substrat. a—c = Schwanzhaltungen auf schmalen Ästen; d—g = Schwanzhaltungen auf breiten Unterlagen (Kastendeckel, Fichtenhölzer, breite Äste)

Tabelle 6

Prozentuale Verteilung der Ruhezeiten auf die Ruheplätze der einzelnen Tiere

Der Anteil des hier individuell gewerteten Kontaktliegens ist gegenüber getrenntem Ruhen sehr gering (kl. Buchstaben = Astabschnitte; Fi = Fichtenholz; Kd = Kastendeckel)

	P_1 ♂ %	P_1 ♀ %	M_1 %	W_1 %	P_2 ♂ %	P_2 ♀ %
					ab 2. Tag	
1. Ruheplatz	61,5d	51,8b	89,6a	81,5i	35,6i	68,3i
2. Ruheplatz	17,3a	25,8a	10Fi	12Fi	31,6j	12,7k
3. Ruheplatz	10,3b	15,6d	0,4b	4,2k	21Fi♀	7,6Fi♀
4. Ruheplatz	5,2c	3,5c		2,3j	7a	6,4j
5. Ruheplatz	3,1Fi	2,9f			4,8k	3,1a
6. Ruheplatz	2,3f	0,3Kd				1,5b
7. Ruheplatz	0,3Kd	0,1Fi				0,2Kd♂
8. Ruheplatz						0,2Fi♂
Total	100	100	100	100	100	100

Unsere Tupaias haben feste Ruheplätze, von denen alle Tiere jeweils einen bevorzugen (Tab. 6). Hauptruheplatz ist immer eine Aststelle (Abb. 1). Auf dem bevorzugten Platz ruhen die Tiere nicht nur am häufigsten, sondern auch jeweils am längsten.

Einzelne Tiere sind ortstreuer als paarweise gehaltene, bei denen es in der Appetenzphase des Ruhens gehäuft zu sozialen Interaktionen und damit zu einem Wechsel des Ruheplatzes kommen kann, wenn sich die beiden Tiere nicht zu einem Kontaktliegen zusammenfinden (s. Fußnote S. 78). Auch wenn die Tiere gemeinsam ruhen, sind Ort und Zeit individuell gewertet. M_1 und W_1 haben als Einzeltiere wesentlich weniger Ruheplätze als das Paar P_1 (Tab. 6). Nach ihrer Verpaarung benutzen beide Tiere mehr Ruheplätze als vorher. Das ♀ W_1 hat seinen angestammten Hauptruheplatz (i) beibehalten. Bei M_1 ♂ hat der alte Platz (a) nur noch einen geringen Stellenwert, es benutzt neben anderen Ruheplätzen in Abwesenheit des ♀ dessen Ruheplatz (i).

Die maximale Ruhedauer ist bei unseren Tieren individuell verschieden (Tab. 7), als Mittelwert kann eine Ruhedauer von 46 Min. angenommen werden. Damit liegt *T. glis* zwischen den von Sorenson (1970) verglichenen Ruheperioden verschiedener Arten: *T. gracilis* 18 Min. (3 — 29 Min.), *T. longipes* 75 Min. (35 — 120 Min.) und *T. chinensis* 2 h und mehr. Vandenberg (1963) registrierte eine Ruhezeit von 35 Min. für ein *T. glis* ♂ auf einem Baum.

Wie der Vergleich der Gesamtruhezeiten pro Tag für die einzelnen Tiere (Tab. 8)

Tabelle 7

Maximalwerte ununterbrochenen Ruhens der untersuchten Tiere (in Min.)

P_1 ♂	P_1 ♀	M_1	W_1	P_2 ♂	P_2 ♀
48d	23b	46a	59i	45a	63i

kleine Buchstaben = Astabschnitte

Tabelle 8

Durchschnittliche Gesamtruhezeit pro Tag der einzelnen Tiere (in Min.)

P_1 ♂	P_1 ♀	M_1	W_1	P_2 ♂	P_2 ♀
161	201	102	218	162	219

zeigt, ruhen die ♀♀ mindestens 1 h mehr als die ♂♂. Auffällig ist die sehr große Übereinstimmung der Ruhedauer innerhalb der Geschlechter. Das ♂ M_1 ruht am wenigsten.

3.2.5. Rekelbewegungen

Nach einer längeren Ruhephase laufen die gleichen Verhaltensformen ab wie nach dem nächtlichen Tiefschlaf; die Tiere gähnen und strecken sich (vgl. Abschn. 3.1. und Sprankel 1961 a). Auch Sorenson (1970) beobachtet dieses Rekelsyndrom bei verschiedenen Species.

Nach Beendigung ihrer Ruhezeit erheben sich unsere Tiere von ihren Plätzen, gähnen und ziehen bei der folgenden Streckbewegung die Hinterextremitäten nach. Die Tiere rekeln sich auf den Ästen, auf dem Kastendeckel, auf dem Boden und auch am Gitter kopfabwärts hängend. Tab. 9 gibt eine Übersicht über die Verteilung der Rekelbewegungen der einzelnen Tiere pro Tag (gemittelt). Am häufigsten gähnen und strecken sich die Tupaias während der Ruheperioden. Diesem Syndrom geht kein Appetenzverhalten voraus, es wird nicht durch Außenreize ausgelöst, sondern ist wohl allein stoffwechselbedingt (passive Stimulierung des Kreislaufes durch Muskelkontraktion). In Übereinstimmung mit Tembrock (1973) ist also das Rekelsyndrom von dem stammesgeschichtlich fixierten Komfortverhalten abzutrennen.

Tabelle 9

Verteilung der Häufigkeiten der Rekelbewegungen über den Tag (gemittelt)

	8.00—10.30	10.30—13.00	13.00—15.30	15.30—18.00	Summe
	A M	Ruhephase		A M	
		I. Gähnen			
P_1 ♂	0,2	2,1	1,3	1,5	5,1
P_1 ♀	0,4	0,6	1,8	0,1	2,9
M_1	2,0	4,4	1,6	1,8	9,8
W_1	0,2	—	1,0	0,2	1,4
P_2 ♂	1,0	2,6	1,8	1,0	6,4
P_2 ♀	—	0,2	1,0	0,6	1,8
		II. Sich-Strecken			
P_1 ♂	2,2	4,5	3,0	2,2	11,9
P_1 ♀	0,8	1,6	2,8	1,3	6,5
M_1	2,8	4,0	2,4	0,8	10,0
W_1	1,8	3,8	3,8	1,6	11,0
P_2 ♂	2,2	1,8	3,4	1,4	8,8
P_2 ♀	0,8	2,2	1,0	0,2	4,2

AM = Aktivitäts-Maximum

3.3. Komfortbewegungen

Komfortbewegungen, für *T. glis* eingehend beschrieben von SPRANKEL (1961 a) und KAUFMANN (1965), sind eng verknüpft mit anderen Funktionskreisen. Unsere Tupaias putzen sich häufig nach der Nahrungsaufnahme, vor und nach Ruheperioden und in sexuellen Phasen; Kratzen tritt wohl teilweise auch als Übersprungshandlung (TEMBROCK: deplazierte Bewegung) auf. Neben dem Kopf als wichtigstem Putzorgan werden die Hände und Hinterextremitäten zum Reinigen eingesetzt (vgl. HOFER 1957; SPRANKEL 1960 c, 1961 a; ANDREW 1964; KAUFMANN 1965; SORENSON 1970).

Unter Verzicht auf die Wiedergabe der bereits bekannten einzelnen Putzbewegungen treten die folgenden Elemente überwiegend in zwei Gruppen korreliert auf.

Tabelle 10

Prozentuale Verteilung des Komfortverhaltens auf verschiedene Örtlichkeiten

	Kr %	Be %	W %	Pu %	Total %
Fi	8,8	4,9	2,1	22,7	38,5
Kd	1,1	0,5	1,1	4,0	6,7
A	5,3	1,8	7,8	39,9	54,8
Total	15,2	7,2	11,0	66,6	100,0

Kr = Sichkratzen, Be = Belecken der Genitalien, W = Abwischen der Schnauze am Substrat, Pu = Sichputzen

Nach der Nahrungsaufnahme beziehen die Tiere meist einen Ast als exponierten Platz und beginnen mit dem Belecken der Hände, die dabei auch mit dem Zahnkamm bearbeitet werden (Pu, Tab. 10). Mit den angefeuchteten Händen wischen sie dann über die Schnauzenregion, die Augen werden dabei zugekniffen (Abb. 17 a, b). Das hier einzuordnende Sichkratzen mit den Händen an der Schnauze (KAUFMANN 1965) konnte bei unseren Tieren nie beobachtet werden und wird auch von keinem der obengenannten Autoren erwähnt. Nach dem Fressen, insbesondere von klebriger Nahrung, wischen die Tupaias ihre Schnauze (W, Tab. 10) an Ästen ab, eine Bewegung ohne Einsatz eines Putzorgans, die stark an das Schnabelwetzen von Vögeln erinnert.

Vor und nach Ruheperioden belecken und kämmen die Tiere ihr Fell ausgiebiger (Pu, Tab. 10). Neben den Hinterextremitäten wird hauptsächlich der Schwanz in typisch lemurenhafter Weise behandelt (Abb. 17 c; SPRANKEL 1961 a; ANDREW 1964). Alternierend wischen sie mit der Innenseite der Unterarme über den Kopf, den Schwanz dabei zuweilen mitführend. Manchmal sind hier kreisende Putzbewegungen in der Ohrmuschel mit geballten Händen eingeschlossen und/oder die Tiere reinigen in einer weit rückwärts ausholenden Wischbewegung mit der radialen Handkante auch die Ohraußenseite (Abb. 17 d). Wie stark etwa das Kämmen mit den unteren Incesivi stammesgeschichtlich fixiert ist, wird am Beispiel des ♀ T_1 deutlich, das bei einer Auseinandersetzung mit einem anderen ♀ beide Unterkieferäste zur Hälfte einbüßte. Nach dem Verheilen der Wunde zog T_1 beim Putzen weiterhin den Schwanz über den imaginären Putzkamm.

Während des Treibens und nach dem Ruhen belecken die ♂♂ häufig ihren eregierten Penis, ziehen ihn durch den Mund (Be, Tab. 10) und lösen dadurch zuweilen eine Ejakulation aus.

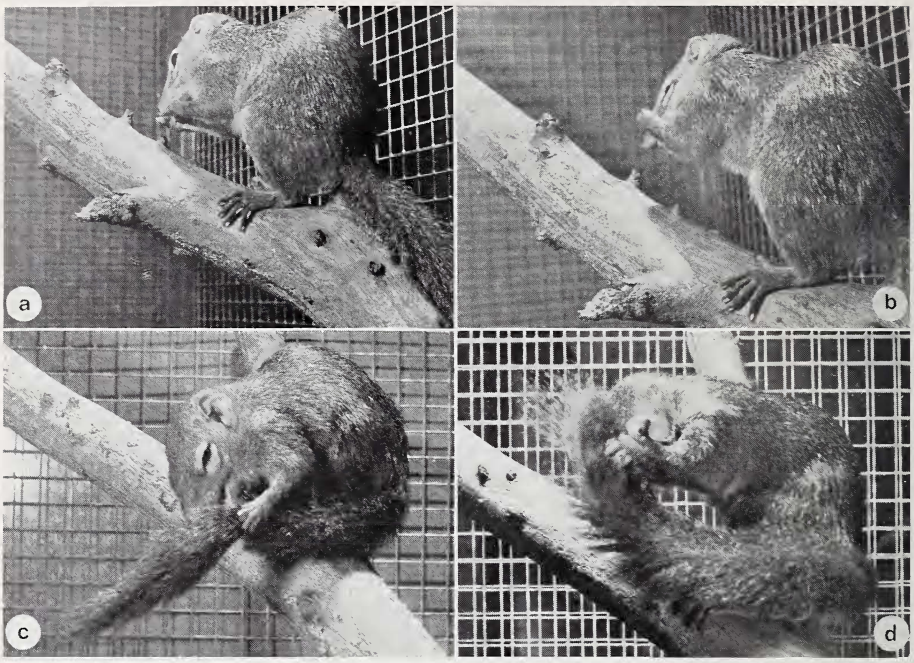


Abb. 17. Komfortbewegung „Putzen". a—b = Nach dem Fressen (in Ad); a = P_1♀ Reinigen der Hände durch Belecken; b = P_1♀ Wischbewegung mit den befeuchteten Händen über die Schnauze bei zugekniffenen Augen; c—d = Putzbewegungen mit Kopf und Händen (in Ac); c = P_1♂ Bearbeiten des Schwanzes mit dem Putzkamm; d = P_1♂ Intermittierend eingeschaltete Wischbewegung über den Kopf

Bei einer quantitativen Zusammenstellung der Komfortbewegungen erreicht das solitäre ♂ M_1 im Tagesdurchschnitt etwa die doppelte Häufigkeit gegenüber den anderen Versuchstieren und gleicht sich nach der Verpaarung deren Niveau an.

Innerhalb der Reihenfolge bestimmter Orte für einzelne Komfortbewegungen (Tab. 10) nimmt der Kastendeckel generell die niedrigste Wertigkeitsstufe ein, was wohl auf eine zu verallgemeinernde Meidung der unmittelbaren Umgebung des Schlafnestes am Tage hinweist.

Für die Bewegungsart des Abwischens der Schnauze am Substrat (W) ist der Kastendeckel außerdem ungeeignet. Neben den Fichtenhölzern werden die Äste mit Abstand am stärksten frequentiert. Kratzen (Kr) und Belecken der Genitalien (Be) auch bei ♀♀, die wie oben gezeigt nicht nur im engen Bereich des Komfortverhaltens anzusiedeln sind und außerdem bei weitgreifenden Bewegungsabläufen häufig flüchtig eingeschaltet werden, können also in bezug auf die Äste keine hohen Werte erreichen. Hiervon abgesehen beziehen sich alle höheren Werte, insbesondere für das aufwendige Putzen, auf dafür geeignete Äste, wobei den leicht erhöhten und bequemen halbrunden Fichtenhölzern ebenfalls eine relativ große Bedeutung zukommt. Die bevorzugten Stellen im Geäst fallen mit denen im Bereich des Sozial- und Territorialverhaltens weitgehend zusammen (s. Fußnote S. 78).

4. Diskussion

Sicher stellen unsere Käfige nur einen kleinen Teil eines *Tupaia*-Territoriums dar, beinhalten jedoch das wesentliche Inventar wie „Nester" zum nächtlichen Schlaf, mäßige Erhöhungen zum Fressen, Äste mit geeigneten Plätzen zum Koten, Ruhen und Kontaktliegen. Selbst bei pro Tag einmaliger punktförmiger Darbietung der Nahrung ist das Ausmaß der lokomotorischen Aktivität durch eine sich über ein sonst großes Areal erstreckende Nahrungssuche bestimmt.

Das Aktivitätsmuster mit 2 Maxima entspricht dem zahlreicher Halbaffen wie Lorisinae (nach Seitz 1967), *Galago crassicaudatus* (Welker 1974), *Galago senegalensis* (Sauer und Sauer 1963), madegassischer Lemuren (Petter 1962, 1965) und *Tarsius* (Sprankel 1965 zit. Jacobs). Auch mit dem Maximum der Aktivität im 2. Gipfel, also dem Alternanstyp, entspricht *T. glis* den angeführten Beispielen. Angesichts der Nachtaktivität der überwiegenden Zahl der Halbaffen besagt eine solche Zuordnung wenig. Nach den experimentellen Ergebnissen Hoffmanns (1969, 1970, 1971) stellt *Tupaia* einen Sonderfall dar durch das Aufspalten der Aktivitätsperiodik bei definiertem Dauerlicht in zwei circadiane Komponenten, was bis jetzt nur von einigen nachtaktiven Nagetieren bekannt ist. Nachdem sich hier neben dem nächtlichen Schlaf eine zweite in der Aktivitätsperiode gelegene durch ihre physiologische und ethologische Wertung umrissene Ruhephase gezeigt hat, spricht dies mit Hoffmann (1969) für das Vorhandensein von zwei Oszillatoren. Aus dem Vergleich mit anderen Tupaiinae und vor allem mit dem nachtaktiven *Ptilocercus lowii* lassen sich mit Sicherheit Einsichten in die bisher ungeklärten Probleme des Verhältnisses von tag- und nachtaktiven Primaten zueinander und in die historischen Bezüge erwarten.

Der Vergleich der Verteilungsmuster der Nahrungsaufnahme über den Tag ergibt eine große Individualität, die zusammen mit der selten überschrittenen hierbei hohen Schwelle agonistischen Verhaltens auf ein Zerstreuen der Tiere bei Nahrungssuche und Fressen im Freileben schließen läßt, aber auch die gemeinsame Ausnutzung einer Nahrungsquelle ermöglicht. Zu diesem durch soziale Interaktionen der Adulten kaum berührten Funktionskreis passen das breite Nahrungsspektrum, Neugierverhalten und individuelle Fertigkeiten beim Erschließen von (neuen) Nahrungsquellen (Sprankel 1960a, b), die vielfach an die Ergebnisse von Welker (1974) bei *G. crassicaudatus* erinnern (vgl. Kawai 1965). Bei Auswahl und Erwerb der Nahrung sind olfaktorisches, optisches und haptisches Vermögen gleichermaßen angesprochen, eine Spezialisationsrichtung ist lediglich über die herausragende Manipulierfähigkeit der Hand gegeben.

Jetzige und breitere frühere Befunde zeigen einheitlich, daß die Nahrungssuche überwiegend an den Boden gebunden ist und Fressen an kleinere Erhebungen, wobei offensichtlich der „Bequemlichkeit" gegenüber größerer Sicherheit der Vorzug gegeben wird. Auch die hierbei bevorzugten Bewegungsmuster weisen auf eine stärkere Anpassung an einen Nahrungserwerb am Boden hin. Für eine von dem Nahrungserwerb ausgehende ökologische Flexibilität spricht eine Beobachtung von N. C. Negus (zit. nach Hasler und Sorenson 1974, p. 308) „. . . that individuals of *T. glis* in Thailand spent most of their time in the trees when fruit was available and most of their time on the ground when fruit was not available".

Nach Sorenson und Conaway (1964), Martin (1968) und insbesondere nach Henrich (1971 p. 58) — hier anhand Verteilungsmuster, Länge und Stärke der facialen Vibrissen — ergibt sich eine Reihenfolge bezüglich des Ausmaßes der Arboricolie der einzelnen Species der Familie: „Weit an der Spitze steht *Ptilocercus lowii* mit seinen hervorragend entwickelten Vibrissen im mystacialen Bereich, im Verhältnis zu anderen Tupaiiden ein hervorragender Baumkletterer (Gray 1848; Lyon 1813; Le

Gros Clark 1926; Lim Boo Liat 1967; Napier und Napier 1967). Ihm folgen die mehr semiarboricolen Tupaiinae (Walker 1964; Altner 1971) in nachstehender Reihenfolge: *T. minor, T. glis, T. gracilis, T. montana, T. tana(!), T. longipes* und zum Schluß *Urogale everetti.* Von der Ausbildung der Vibrissen ausgehend, müßte *T. tana* mehr arboricol sein als *T. longipes,* bezüglich der Ökologie jedoch (Sorenson and Conaway 1964) zeigt sich das umgekehrte Bild. Welche Kriterien in diesem Falle eine Rolle spielen, daß trotz vorwiegenden Bodenaufenthalts und träger Bewegungsweise — im Vergleich zu anderen Tupaiiden — bei *T. tana* alle facialen Vibrissen unerwartet gut entwickelt sind, muß vorerst offen bleiben. Hier zeigt sich, daß bei Überlegungen zu Anpassungserscheinungen an bestimmte ökologische Gegebenheiten nicht allein von der Lokomotion . . . ausgegangen werden kann, sondern z. B. unter anderen Verhaltensweisen vorrangig der Nahrungserwerb eingeschlossen werden muß."

Unbeschadet der Bevorzugung der Äste für bestimmte Gebrauchshandlungen oder soziale Interaktionen sucht sich, von seltenen Ausnahmen abgesehen, wenigstens die Spezies *T. glis* bei Bedrohungen am Boden zu verbergen (Sprankel 1961 a). Solche Unterschiede im Meideverhalten bei inter- und intraspezifischer Aggressivität finden sich durch die Beobachtung von Hasler und Sorenson (1974, p. 309) an *T. chinensis* bestätigt: „ . . . subordinate males and females seldom ran downward when chased by a dominant animal; rather, they ran upward and usually remained on a high perch or in the upper tree branches."

Die quantifizierte Erfassung des nichtreproduktiven Verhaltens hat eine streng differenzierte räumliche Bindung von wesentlichen Gebrauchshandlungen selbst bei einzeln gehaltenen Tupaias erwiesen. Über dem Boden ergibt sich eine zweifache vertikale Gliederung des Inventars: flache Erhebungen dienen als Freßplätze, an die Qualität Ast sind Defäkieren, Putzen (des gesamten Körpers) und die Tagesruhe gebunden.

Die Minimalausstattung eines künstlichen Territoriums besitzt zumindest bei der Paarhaltung eine untere kritische Grenze, da die Tiere individuelle Ruhe- (und Kot-) plätze besitzen. Diesem Moment kommt daher noch größere Bedeutung zu als die absolute Käfiggröße.

Zusammenfassung

1. Das dem Aktivitätsverlauf zugrunde liegende Muster entspricht dem Alternanstyp. Die Maxima liegen zwischen 8.00 und 10.00 Uhr und 15.00 und 18.00 Uhr. Einheitlich ist eine in engen Grenzen liegende Ruhepause um 11.00 Uhr. Innerhalb des spezifischen Musters gibt es strenge Individualmuster.
2. ♂♂ sind aktiver als ♀♀, Einzeltiere aktiver als Verpaarte.
3. Individuelle Freß- und Trinkgewohnheiten und manipulatorische Fähigkeiten werden herausgestellt.
4. Tupaias bevorzugen zur Nahrungsaufnahme exponierte Plätze, meiden dagegen Äste.
5. Zum Defäkieren suchen Tupaias als Appetenzhandlung bestimmte Aststellen auf. Bei Verpaarten bestehen neben wechselseitig benutzten individuelle Kotplätze. Koprophagie scheint nicht gefangenschaftsbedingt zu sein.
6. Beim Urinieren, das meist mit Einknicken der Hinterbeine und dem Berühren des Substrats mit den Genitalien erfolgt, werden horizontale bodennahe Erhebungen bevorzugt. Eine zweite Form der Miktion, das Trippeln im tropfenweise abgesetzten Urin, kommt wesentlich seltener vor und ist auf die ♂♂ beschränkt.
7. Bei den triebbedingten Ruhezuständen tagsüber werden als Appetenzhandlung nur bestimmte unterschiedlich wertige Plätze außerhalb des Schlafkastens aufgesucht, vorzugsweise Äste.
8. Die im einzelnen beschriebenen Ruhestellungen der Tiere hängen von der Intensität der Ruhe und von der Beschaffenheit des Substrats ab. Als höchste Intensitätsstufe außerhalb des Schlafkastens kommt der Leichtschlaf vor.
9. Die Gesamtdauer pro Tag ist geschlechtsspezifisch. Die ♂♂ ruhen weniger als die ♀♀, diese jedoch bevorzugt intermittierend.

10. Das ohne Appetenzhandlungen ablaufende Rekelsyndrom ist eng verknüpft mit Ruheperioden.
11. Das in seine Elemente zergliederte Komfortverhalten wird nach Putzorganen und -bereichen im Raum- und Zeitgefüge quantitativ eingeordnet. Vollständiges Sich-Putzen ist an das Geäst gebunden.

Summary

Non-reproductive behaviour of Tupaia glis Diard, 1820 and its relation to time and space. A quantitative study

1. The daily rhythm of activity follows an alternating type (Alternantstyp). The maximal overall activity was observed between 8—10 a. m. and 3—6 p. m. A period of rest within narrow limits was common to all individuals at 11 a. m.
2. Males are more active than females, and solitary Tupaias are more active than the individuals of a pair.
3. The individual eating and drinking habits are stressed as well as manipulatory abilities.
4. While eating Tupaias prefer exposed sites and avoid eating on branches.
5. In order to defecate Tupaias go to certain sites on branches as a result of appetitive behaviour. Besides having common spots for defecation, each individual of a pair use its own individual places for this purpose. Coprophagy does not seem to be due to captivity.
6. While urinating Tupaias prefer horizontally elevated spots close to the ground level. In most of such cases they touch the substrate with their genitalia by bending in their hindlegs. A second form of micturation, which occurs rarely, and is restricted to males, is tripping whereby the urine is released in a dribbling way.
7. During the day the animal is urged to rest and selects certain spots beyond its sleeping box, preferably branches.
8. The various resting positions are described in detail. They depend on the intensity of the state of rest and the nature quality of the substrate. Outside the sleeping box a light sleep occurs as the highest intensity of rest, usually it is a state of drowsiness.
9. The total length of the daily rest differs in both sexes. The males rest less than the females, which show a preference to do this intermittingly.
10. The movements of yawning and stretching (Rekelsyndrom) which are not connected with appetitive behaviour are closely correlated with periods of rest.
11. The consistent patterns of toilet behaviour are analysed quantitatively. They are arranged in reference to the toilet organs and the areas of the body which are cleaned, regarding correlations of time and space. Comprehensive autogrooming is strongly adapted to branches.

Literatur

Andrew, R. J. (1964): The displays of the primates. In: Buettner-Janusch, J. (ed.), Evolutionary and genetic biology of primates. 2, 227—310. London: Academic Press.

Aschoff, J. 1962): Spontane lokomotorische Aktivität. In: Kükenthal, W. (ed.), Handb. Zool. **8**, 11, 1—74.

Autrum, H; Holst, D. v. (1968): Sozialer „Streß" bei Tupaias *(Tupaia glis)* und seine Wirkung auf Wachstum, Körpergewicht und Fortpflanzung. Z. vgl. Physiol. **58**, 347—355.

Chiarelli, A. B. (1972): Taxonomic atlas of living primates. London: Academic Press.

Conaway, C. H.; Sorenson, M. W. (1966): Reproduction in tree shrews. In: Rowlands, I. W. (ed.), Comparative Biology of Reproduction in Mammals. Symp. Zool. Soc. London **15**, 471—492. London: Academic Press.

D'Souza, F.; Martin, R. D. (1974): Maternal behaviour and the effects of stress in tree shrews. Nature **251**, 309—311.

Eibl-Eibesfeldt, I. (1972): Grundriß der vergleichenden Verhaltensforschung. 3. Aufl. München: Piper.

Elliot, O. (1971): Bibliography of the Tree Shrews 1780—1969. Primates **12**, 323—414.

Fiedler, W. (1956): Übersicht über das System der Primates. In: Hofer, H.; Schultz, A. H.; Starck, D. (ed.), Primatologia. Handb. Primatenkunde. **1**, 1—266. Basel: Karger.

Hasler, J. F.; Sorenson, M. W. (1974): Behavior of the Tree Shrew, *Tupaia chinensis,* in Captivity. The American Midland Naturalist **91**, 294—314.

Hassenberg, L. (1965): Ruhe und Schlaf bei Säugetieren. Neue Brehm-Bücherei **338**, Wittenberg: Ziemsen.

Henrich, M. (1971): Morphologie und Topographie der facialen Vibrissen bei Tupaiinae Lyon 1913 und Ptilocercinae Lyon 1913 (Tupaiidae Mivart 1868). Dipl.-Arb., Gießen.

Hill, J. E. (1960): The Robinson Collection of Malaysian mammals. Bull. Raffles Mus. **29**, 1—112.

Hofer, H. (1957): Über das Spitzhörnchen. Natur und Volk **87**, 145—155.

Hoffmann, K. (1970 a): Circadiane Periodik bei Tupajas *(Tupaia belangeri)* in konstanten Bedingungen. Zool. Anz. Suppl. **33**, 171—177.

— (1970 b): Zur Synchronisation biologischer Rhythmen. Verh. dt. zool. Ges. Köln, 266—273, Stuttgart: Fischer.

— (1971): Splitting of the Circadian Rhythm as a Function of Light Intensity. In Symposium on biochronometry. 134—151. Washington, D. C.: National Academy of Sciences.

Holst, D. v. (1969): Sozialer Streß bei Tupajas *(Tupaia belangeri)*. Die Aktivierung des sympathischen Nervensystems und ihre Beziehung zu hormonal ausgelösten ethologischen und physiologischen Veränderungen. Z. vgl. Physiol. **63**, 1—58.

— (1972 a): Renal Failure as the Cause of Death in *Tupaia belangeri* Exposed to Persistent Social Stress. J. comp. Physiol. **78**, 236—273.

— (1972 b): Die Nebenniere von *Tupaia belangeri*. J. comp. Physiol. **78**, 274—288.

— (1972 c): Die Funktion der Nebennieren männlicher *Tupaia belangeri*. Nebennierengewicht, Ascorbinsäure und Glucocorticoide im Blut bei kurzem und bei andauerndem soziopsychischem Streß. J. comp. Physiol. **78**, 289—306.

— (1973): Sozialverhalten und sozialer Streß bei Tupajas. Umschau in Wissenschaft und Technik **73**, 8—12.

— (1974): Artgenossen als schädigende Umwelt. In: Immelmann, K. (ed.): Grzimeks Tierleben. Erg.-Band Verhaltensforschung. 534—550. Zürich: Kindler.

Kaufmann, J. H. (1965): Studies on the behavior of captive tree shrews *(Tupaia glis)*. Folia primat. **3**, 50—74.

Kawai, M. (1965): Newly-acquired Precultural Behavior of the Natural Troop of Japanese Monkeys on Koshima Islet. Primates. **6**, 1—30.

Kuhn, H.-J.; Starck, D. (1966): Die Tupaia-Zucht des Dr. Senckenbergischen Anatomischen Institutes. Natur und Museum **96**, 263—271.

Kuhn, H.-J.; Schwaier, A. (1973): Implantation, Early Placentation, and the Chronology of Embryogenesis in *Tupaia belangeri*. Z. Anat. Entwickl.-Gesch. **142**, 315—340.

Lyon, M. W., jr. (1913): Tree shrews: An account of the mammalian family Tupaiidae. Proc. U. S. Nat. Mus. **45**, 1—188.

Martin, R. D. (1968): Reproduction and ontogeny in Tree-Shrews *(Tupaia belangeri)* with reference to their general behaviour and taxonomic relationships. Z. Tierpsychol. **25**, 409—495, 505—532.

Napier, J. R.; Napier, P. H. (1967): A handbook of living primates. London und New York: Academic Press.

Petter, J. J. (1962): Recherches sur l'Ecologie et l'Ethologie des Lèmuriens Malgaches. Mèm. Mus. Nat. Hist. Natur., N. S., A. Zool. **27**, 1—146.

— (1965): The Lemur of Madagascar. In: de Vore (ed.), Primate Behavoir, 292—319. New York: Holt, Rinehart and Winston.

Polyak, S. (1957): The Vertebrate Visual System. Chicago: University of Chicago Press.

Sauer, E. G. F.; Sauer, E. M. (1963): The South West African bushbaby of the *Galago senegalensis* group. J. sth. west Afr. sci. Soc., Windhoek, **16**, 5—36.

Schwaier, A. (1973): Breeding tupaias *(Tupaia belangeri)* in captivity. Z. Versuchstierk. **15**, 255—271.

— (1974 a): Method of blood sampling and intraveneous injection in tupaias (tree shrews). Z. Versuchstierk. **16**, 35—36.

— (1964b): A cage for the successful maintenance of tree shrews *(Tupaia belangeri)* in captivity. Z. Versuchstierk. **16**, 337—340.

Seitz, E. (1967): Untersuchungen zur Aktivitätsrhythmik dunkelaktiver Halbaffen der Unterfamilie Lorisinae (Flower et Lydekker 1891). In: Starck, D.; Schneider, R.; Kuhn, H.-J. (ed.), Progress in primatology. 1st Congress of the Int. Primat. Soc., 322—326. Stuttgart: G. Fischer.

— (1969): Die Bedeutung geruchlicher Orientierung beim Plumplori *Nycticebus coucang* Boddaert 1785 (Prosimii, Lorisidae). Z. Tierpsychol. **26**, 73—103.

Sorenson, M. W.; Conaway, C. H. (1964): Observations of tree shrews in captivity. Sabah Soc. J. **2**, 77—91.

— (1966): Observations on the social behavior of tree shrews in captivity. Folia primat. **4**, 124—145.

— (1968): The social and reproductive behavior of *Tupaia montana* in captivity. J. Mammal. **49**, 502—512.

Sorenson, M. W. (1970): Behavior of Tree Shrews. In: Rosenblum, L. A. (ed.), Primate Behavior Developments in Field and Laboratory Research. 1, 141—193, New York und London: Academic Press.
Sprankel, H. (1960 a): *Tupaia glis* (Tupaiidae), Nahrungsaufnahme I (Beuteerwerb, Kaubewegungen). Encyclopaedia cinematographica, Film E 296, Göttingen.
— (1960 b): *Tupaia glis* (Tupaiidae), Nahrungsaufnahme II (Trinken, Lecken, Handgebrauch). Encyclopaedia cinematographica, Film E 297, Göttingen.
— (1960 c): *Tupaia glis* (Tupaiidae), Putzen. Encyclopaedia cinematographica, Film E 298, Göttingen.
— (1961 a): Über Verhaltensweisen und Zucht von *Tupaia glis* (Diard 1820) in Gefangenschaft. Z. wiss. Zool. **165**, 186—220.
— (1965): Untersuchungen an *Tarsius*. I. Morphologie des Schwanzes nebst ethologischen Bemerkungen. Folia primat. **3**, 153—188.
Tembrock, G. (1971 a): Grundlagen der Tierpsychologie. 3. Aufl. Berlin: Akademie-Verlag.
— (1971 b): Biokommunikation Informationsübertragung im biologischen Bereich Teil I. Berlin: Akademie-Verlag.
— (1971 c): Biokommunikation Informationsübertragung im biologischen Bereich Teil II. Berlin: Akademie-Verlag.
— (1972): Tierpsychologie. Neue Brehm-Bücherei **455**, Wittenberg: Ziemsen.
— (1973): Grundriß der Verhaltenswissenschaften. 2. Aufl. Jena: Fischer.
Thenius, E.; Hofer, H. (1960): Stammesgeschichte der Säugetiere. Berlin: Springer.
Vandenbergh, J. G. (1963): Feeding, activity and social behavior of the tree shrew, *Tupaia glis*, in a large outdoor enclosure. Folia primat. **1**, 199—207.
Welker, C. (1974): Verhaltensphysiologische Untersuchungen an *Galago crassicaudatus* E. Geoffroy, 1812 (Lorisiformes: Galagidae) in Gefangenschaft. Beiträge zum Fortpflanzungs- und Sozialverhalten, Harnwaschen, zur angeborenen Lerndisposition und Aktivitätsrhythmik aus vergleichend-ethologischer Sicht. Inaugural-Diss., Gießen.

Anschrift der Verfasser: Prof. Dr. H. Sprankel und Dipl.-Biol. Klaus Richarz, Zentrum für Neurologie (Neuropathologie), D-63 Gießen, Arndtstraße 16

Untersuchungen zum Riechvermögen von *Myotis myotis* (Chiroptera)

Von Ch. Obst und U. Schmidt[1]

Zoologisches Institut der Universität Bonn

Eingang des Ms. 23. 7. 1975

Über die Leistung und Bedeutung des Geruchssinnes der europäischen Fledermäuse liegen nur wenige Untersuchungen vor. Kolb (1959, 1961) konnte zeigen, daß verschiedene Vespertilioniden sowohl bei der Nahrungssuche, als auch bei der Nahrungsauswahl olfaktorische Information verwerten können. Die Große Mausohrfledermaus *(Myotis myotis)* soll sogar spezielle Ultraschallaute (Riechlaute) besitzen, die dazu dienen, oberflächlich haftende Moleküle von der Beute abzulösen und dadurch deren

[1] Mit Unterstützung der Deutschen Forschungsgemeinschaft.

Z. Säugetierkunde 41 (1976) 101—108
© 1976 Verlag Paul Parey, Hamburg und Berlin
ISSN 0044—3468/ASTM-Coden ZSAEA7